Die Verteilung der Geschlechter in den Inflorescenzen der Begoniaceen unter Berücksichtigung der morphologischen Verhältnisse.

Von

E. Irmscher
Berlin-Steglitz.

Mit 4 Figuren im Text.

I. Einleitung.

»Bei allen mir bekannten Begonien stellen die Inflorescenzen axilläre Cymen dar, die entweder bis in die letzten Verzweigungen gleichmäßig dichasisch sind oder häufiger nach ein- bis mehrmaligen Gabelungen in Wickel ausgehen. Die ersten Achsen schließen dabei stets mit männlichen Blüten, die weiblichen treten erst in der letzten Generation auf und findet aus ihren Stielen keine weitere Verzweigung mehr statt.« Diese Worte Eichlers in seinen Blütendiagrammen II. (1878) 453 orientieren am besten über den damaligen Stand der Kenntnisse von den Begonienblütenständen. Auch in einer späteren Arbeit[1]) kann Eichler obigen Angaben nichts Neues hinzufügen, sondern bestätigt sie mit folgenden Worten: »Sie (d. h. die Inflorescenzen) stellen allerwärts Dichasien dar, die nach mehr oder weniger zahlreichen Gabelungen — immer mit Mittelblüte im Gabelwinkel — in kurze Wickel ausgehen, oder auch bis zu den letzten Verzweigungen gabelig bleiben.« Bald darauf studierte Benecke[2]) die Blütenstände der Begoniaceen und suchte die Eichlersche Ansicht dahin abzuändern, daß die Dichasien nicht in Wickel, sondern in Schraubel ausgehen. Daß diese Annahme, die auch von keinem anderen Untersucher bestätigt worden ist, hinfällig ist, wird im speziellen Teil gezeigt werden. Im übrigen schreibt

1) Sitzungsber. Ges. Nat. Freunde Berlin (1880) 41.
2) Englers Bot. Jahrb. III. (1882) 292 ff.

auch BENECKE: »Eine alte bekannte Tatsache ist es, daß die weiblichen Blüten stets seitlich stehen, während die männlichen die relativen Hauptachsen abschließen. Nie fand ich von letzterem eine Ausnahme.« Auch GÖBEL kennt in seiner Arbeit: »Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen[1])« nur cymöse Blütenstände, erwähnt jedoch außer Arten mit der von EICHLER und BENECKE angeführten Verteilung der Geschlechter noch zwei Arten, *Begonia rhizocarpa* und *B. attenuata*, bei denen männliche und weibliche Blüten nicht mehr gemeinsam auf derselben Inflorescenz vorkommen, sondern eingeschlechtliche Blütenstände bilden. Erstere Art war bereits von WARBURG in ENGLER u. PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. III. 6a (1894) 136 abgebildet worden; über die Inflorescenzen schreibt dieser Autor l. c. 127: »Die Blütenstände stehen meist axillär und bilden (nur *Begoniella* besitzt zuweilen endständige traubige Blütenstände) zusammengesetzte Dichasien entweder in reiner Form, also bis in die letzten Verzweigungen gabelig, oder mit Schraubeltendenz, also schließlich in kurze Schraubeln ausgehend. Sind sie endständig, so sind es Trauben mit dichasial-cymösen Seitenverzweigungen.« Wenn hier auch BENECKES irrige Ansicht von der Schraubeltendenz der letzten Verzweigungen übernommen worden war, war doch zum erstenmal ein kurzer Hinweis gegeben, daß mit den von EICHLER und BENECKE allein geschilderten dichasialen Inflorescenzen die Aufbautypen der Begonienblütenstände nicht erschöpft sind. Allerdings muß WARBURGS Ansicht dahin korrigiert werden, daß manche endständige Blütenstände primär traubig sein können, andrerseits aber auch echt endständige Dichasien vorkommen.

Eine vergleichend-morphologische Untersuchung aller mir zugänglichen Begoniaceen zeigte tatsächlich, daß, von WARBURGS kurzer Bemerkung abgesehen, die bisherigen Angaben durchaus nicht imstande sind, auch nur einigermaßen ein Bild von dem unerschöpflichen Reichtum der Begoniaceen an Inflorescenztypen und ihren Variationen zu geben. Boten nun die verschiedenen Blütenstandsmodifikationen und ihre oft wechselnde Ausgestaltung bei derselben Art in morphologischer Beziehung an sich schon genug des Beachtenswerten, mußten sie noch mehr an Interesse gewinnen, wenn vor allem die Verteilung der Geschlechter in den Kreis der Betrachtung gezogen wurde. Es soll daher im folgenden meine Aufgabe sein, die bisher festgestellten Modifikationen in der Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten auf den verschiedenen Inflorescenztypen kurz zu schildern. Aber diese rein topographische Arbeit reizt noch einen Schritt weiter zu gehen. Vielleicht wird es möglich sein, innerhalb des Formenchaos gewisse Entwicklungstendenzen aufzudecken, die sich bei der Ausgestaltung der jetzigen Formen geltend gemacht haben oder noch wirken. Vielleicht, daß schließlich auf diese Weise der Weg zutage tritt, auf

1) Biolog. Zentralbl. XXX. (1910) 712.

dem bei den Begonien die eingeschlechtlichen Inflorescenzen aus den zweigeschlechtlichen ihre Entwicklung genommen haben.

Die beigegebenen Abbildungen sind halbschematisch gezeichnet worden, um den Gesamthabitus eines Blütenstandes besser zum Ausdruck bringen zu können, als es bei schematischen Bildern möglich gewesen wäre. Zwecks größerer Deutlichkeit sind öfter die Verzweigungen nicht, wie in Wirklichkeit, transversal zur Hauptachse dargestellt, sondern in die Ebene des Papiers gelegt worden. In den Grundrissen bedeutet *s* die Nebenblätter, *v* die Vorblätter, wobei natürlich *v* mit *v* und *v'* mit *v'* korrespondiert, und *h* Hochblatt.

II. Spezieller Teil.

Um eine Übersicht über die gesamten Begoniaceeninflorescenzen zu gewinnen, wollen wir dieselben in zwei Abteilungen, racemöse und cymöse, bringen und die racemösen, d. h. die, deren primäre Verzweigung traubig ist, in unserer Betrachtung voranstellen.

1. Die racemösen Blütenstände.

Haben wir die Verteilung der beiden Geschlechter innerhalb der Inflorescenz im Auge, so scheiden sich die traubigen Blütenstände sofort in zwei Gruppen; einmal in solche, deren Seitenäste sämtlich oder zum größten Teile Blüten beiderlei Geschlechts führen, andrerseits in solche, deren Seitenäste sämtlich oder zum größten Teil nur Blüten eines Geschlechtes aufweisen. Bei beiden Gruppen lassen sich wieder in bezug auf die Ausbildung der Traube zwei Stadien unterscheiden. Die einen Arten zeigen noch keine scharfe Scheidung von vegetativem und blütentragendem Sproßteil, vielmehr findet noch eine allmähliche Umbildung und Reduktion der Laubblätter zu Tragblättern statt; die Inflorescenzen der anderen Arten dagegen, deren Erkennung als echte Traube deshalb anfangs auf große Schwierigkeiten stieß, zeigen infolge Mangels an echten Deckblättern einen plötzlichen Übergang vom vegetativen zum blütentragenden Sproßteil.

Übersichtlich zusammengestellt hätten wir also folgende racemösen Typen zu besprechen:

I. Alle oder die meisten Seitenäste der Inflorescenz zweigeschlechtlich.
   1. Inflorescenz nicht scharf vom vegetativen Sproßteil geschieden.
   2. Inflorescenz scharf vom vegetativen Sproß abgesetzt.

II. Alle oder die meisten Seitenäste eingeschlechtlich.
   1. Inflorescenz nicht scharf vom vegetativen Sproßteil geschieden.
   2. Inflorescenz scharf vom vegetativen Sproß abgesetzt.

Im Gegensatz zu den cymösen Blütenständen sind diese traubigen auch innerhalb derselben Art oft großen Schwankungen unterworfen. Nicht

nur, daß bei einer Art die Ausbildung der Hochblätter variiert, wir finden auch Arten, wo die zweigeschlechtlichen Inflorescenzen durch Übergänge mit eingeschlechtlichen verbunden sind, wobei letzte entweder männlich oder weiblich oder beides sein können. Wir werden versuchen, ob sich in dieser Variation gewisse Gesetzmäßigkeiten erblicken lassen, die für weitere Deutungen als Grundlage dienen können.

A. Inflorescenzen mit zweigeschlechtlichen Seitenästen.

Treffliche Beispiele für die zuerst genannten nicht abgesetzten, zweigeschlechtliche Seitenäste führenden zusammengesetzten Trauben liefert eine Gruppe nahe verwandter Arten aus der großen südamerikanischen Sektion *Begoniastrum.* Es sind einjährige, unverzweigte Pflanzen von eigenartigem Habitus, die 2—4 von unten nach oben an Größe abnehmende Stengelblätter führen, die allmählich in die Tragblätter der endständigen Inflorescenz übergehen. *Begonia Balmisiana* Ruiz z. B. hat eine Dichasialtraube, deren Seitenäste entweder einfache Dichasien mit männlicher Endblüte und zwei weiblichen Seitenblüten oder statt letzterer mit zwei weiblichen zweiblütigen Seitenwickeln darstellen. Ganz ähnlich ist die Dichasialtraube von *B. crenatiflora* A. DC. gebaut. *B. bicolor* Watson, die in Fig. 1 abgebildet ist, zeigt an den Seitenästen keine dichasiale Verzweigung, sondern nur ein Vorblatt der letzten männlichen Blüte aller Seitenäste führt eine weibliche Blüte; die Seitenäste sind also einfachste Wickel. Höchst bemerkenswert ist die Art der allmählichen Reduktion der Laubblätter zu den Tragblättern (Brakteen) der Inflorescenz. Indem nämlich die Nebenblätter mit dem sich verkürzenden und verbreiternden Blattstiel an ihrem inneren Rande allmählich verwachsen, tritt eine Reduktion der Blattspreite bis zu einem kleinen 6 mm langen, gezähnten Zipfelchen (Fig. 1*a*), weiter oben bis zu einem schmalen Streifen (Fig. 1*b*) ein. In den obersten Verzweigungen endlich ist an Stelle der Spreite ein herzförmiger Ausschnitt zwischen den verwachsenen Nebenblättern vorhanden (Fig. 1*c*), die durch diese Verwachsung wie ein Blatt erscheinen und völlig die Funktion eines Tragblattes übernommen haben.

Endständige, zusammengesetzte Trauben finden sich auch bei *Begonia pedunculosa* Wall., einer asiatischen Art. Allerdings macht hier die Inflorescenz infolge der die Hauptachse an Länge fast überragenden unteren Lateraltriebe zuerst durchaus nicht den Eindruck einer zusammengesetzten Traube. Wir sehen auch, daß in bezug auf Ausbildung der Tragblätter sich verschiedene Stadien feststellen lassen. Einmal finden sich Verhältnisse, die der Fig. 2*a* entsprechen, wo die Tragblätter zwar nach oben an Größe abnehmen, aber doch noch deutlich außer ihren Nebenblättern an den untersten Seitentrieben vorhanden sind. Das Stadium ist nun durch zahlreiche Übergänge mit dem in Fig. 2*b* abgebildeten verbunden. Hier ist das Tragblatt bei allen Lateraltrieben völlig reduziert, nur seine Stipeln

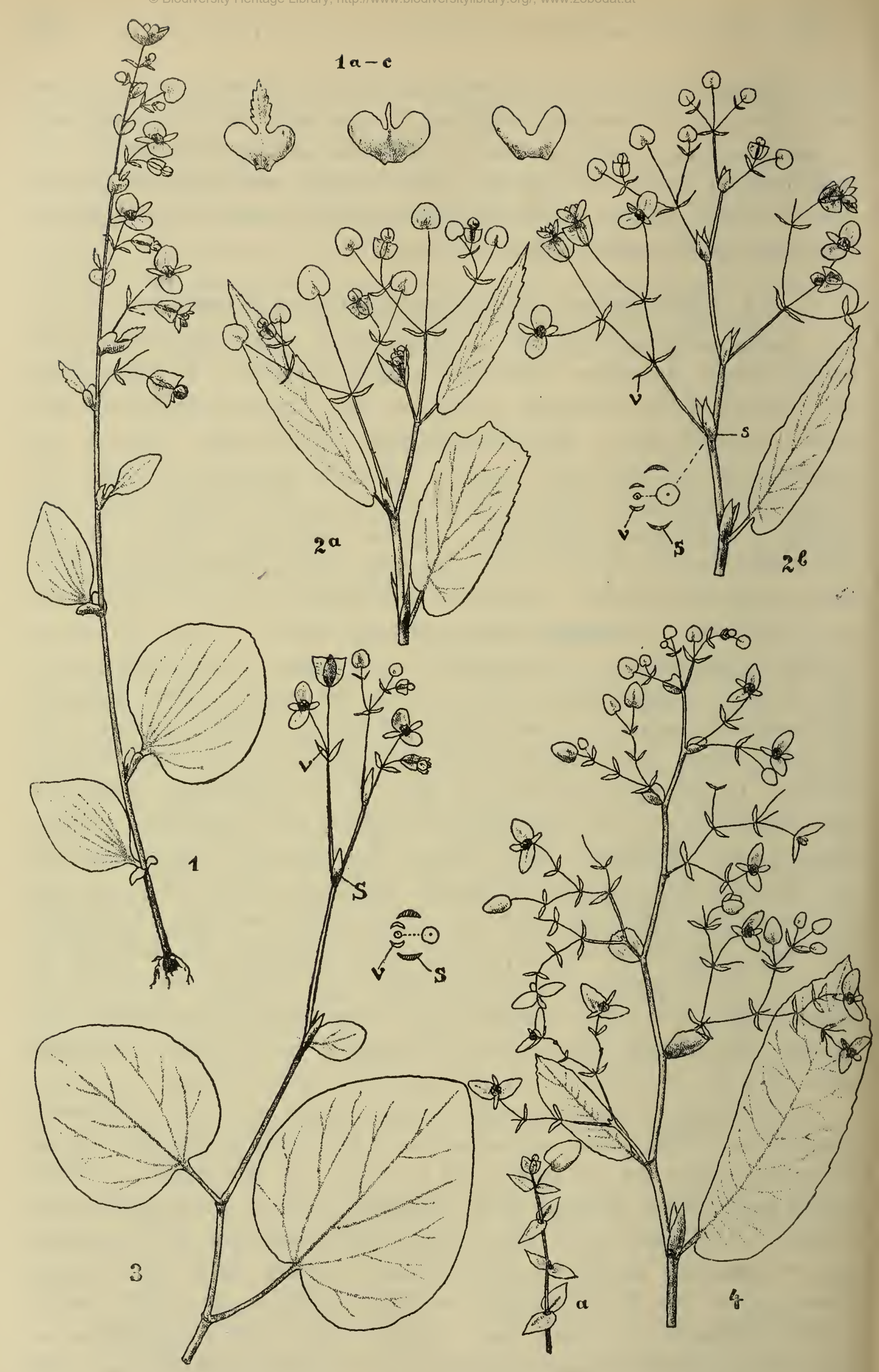


Fig. 1. *1 Begonia bicolor* Watson, *a—c* Pseudobrakteen; *2a—b B. pedunculosa* Wall.; *3 B. guttata* Willd.; *4 B. urticaefolia* (Kl.), *a* Partialwickel. — E. IRMSCHER delin.

sind noch vorhanden, wodurch diese Inflorescenz von dem vegetativen Sproßteil scharf abgesetzt ist. Was nun die Verteilung der Geschlechter anlangt, so zeigt Fig. 2*a* die beiden untersten Äste in gleicher Ausbildung, indem ihre vorderen Dichasialzweige als Wickel ausgebildet sind und erst in der dritten Sproßgeneration die weibliche Blüte führen, die hinteren Äste aber schon in der zweiten. Das in Fig. 2*b* abgebildete Stadium führt dagegen in den untersten zwei Ästen die weiblichen Blüten als Dichasialast, also gleichwertig einer männlichen Blüte. Erst die folgenden Äste zeigen zuletzt Wickel, die von der weiblichen Blüte abgeschlossen werden. Diese Inflorescenz selbst, und das ist wichtig, wird durch eine Blüte, deren Vorblätter fruchtbar sind, also durch ein einfaches Dichasium begrenzt. Schon *B. pedunculosa* Wall. zeigt also aufs deutlichste, daß die scharf begrenzten Trauben durch Reduktion der Tragblätter aus normalen vegetativen Sprossen, deren Laubblätter axilläre Blütenstände führten, hervorgegangen sind. Ist auch das Tragblatt bis auf seine Nebenblätter *s* abortiert, so ist doch an deren Stellung am Sproß und der gleichsinnigen, nicht transversalen Stellung der folgenden Vorblätter *v* der lateralen Dichasialendblüte der monopodiale Charakter des Blütenstandes sofort festzustellen.

Unter Berücksichtigung dieser Tatsache entpuppt sich auch der von A. De Candolle als »cyma« angesprochene Blütenstand der *B. guttata* Willd. von der malayischen Halbinsel als eine zusammengesetzte Traube, wenn er auch bei oberflächlicher Betrachtung das Bild eines Dichasiums vortäuschen kann (Fig. 3). Denn die transversal gerichteten Blättchen *s* (siehe auch Grundriß) und die übrigen ihnen entsprechenden können nur als Nebenblätter des verlustig gegangenen jeweiligen Tragblattes erklärt werden, sind ja auch die folgenden Vorblätter *v* nicht zu ihnen gekreuzt, sondern gleichsinnig gestellt. Die Seitenäste stellen Wickel mit einer weiblichen Seitenblüte dar, während die Hauptachse an der Spitze dichasial verzweigt ist.

Ein weiteres sehr interessantes Beispiel für eine vom vegetativen Sproßteil deutlich abgesetzte zusammengesetzte Traube bildet der Blütenstand der amerikanischen *Begonia urticaefolia* (Kl.). Die endständige, 10—12 cm lange Inflorescenz führt 8—9 Seitenäste, deren jeder ein ziemlich breites, häutiges, oben meist ausgerandetes bis kurz zweilappiges Tragblatt besitzt. In einem Falle waren nun an der Basis der untersten Seitenäste transversal zwei den Nebenblättern völlig gleichende, freie Blättchen vorhanden, wie wir es bei *Begonia guttata* als Regel gefunden hatten. Die vorhandenen zarten Brakteen können also nur als Verwachsungsprodukt der beiden Nebenblätter des abortierten eigentlichen Tragblattes betrachtet werden. Für solche durch Verwachsung der Nebenblätter entstandene Tragblätter, die wir auch bei *Begonia bicolor* (Fig. 1 *a*—*c*) schon beobachten konnten, schlage ich die Bezeichnung Pseudobrakteen (pseudobracteae) vor, ein Ausdruck, dessen Verwendung bei Diagnosen zur Bezeichnung

derartiger Bildungen zu empfehlen ist. Die oft hängenden, ziemlich reichblütigen Seitenäste des Blütenstandes stellen nun in ihren untersten 1 bis 2 Verzweigungen Dichasien dar, deren Gabeläste dann aber in 2—4-gliedrige Wickel übergehen. Die letzte Blüte derselben ist eine weibliche. Ein solcher Wickel ist in Fig. 4*a* abgebildet, während Fig. 4 die gesamte Traube wiedergibt, wo sie sich noch im rein männlichen Stadium befindet. Erst wenn alle männlichen Blüten abgefallen sind, tritt die Traube in ein weibliches Stadium, eine Einrichtung, die nur Fremdbestäubung zuläßt. Mit diesen Beispielen für solche traubige Blütenstände, die möglichst in jedem Seitenast beide Geschlechter führen, wollen wir uns begnügen.

B. Inflorescenzen mit eingeschlechtlichen Seitenästen.

Wenden wir uns nun zu den Blütenständen mit eingeschlechtlichen Partialinflorescenzen, so finden wir, daß sie nur an Arten aus Papuasien konstatiert worden sind, bisher also weder in Afrika noch Südamerika aufgefunden wurden. Andrerseits sind die hierher gehörigen Arten es auch, die in bezug auf Ausbildung ihrer Blütenstände innerhalb der Art die weitgehendste bekannte Variation aufweisen, und zwar nicht nur in ihrem morphologischen Aufbau, sondern auch in der Verteilung der Geschlechter. Jedoch findet sich unbeeinflußt von diesen Veränderungen als gemeinsamer, ausnahmsloser Grundzug aller dieser hier in Betracht kommenden Blütenstände in der Geschlechtsverteilung die Regel, daß die obersten Seitenzweige (und natürlich auch die terminale Partialinflorescenz) nur männliche Blüten, die untersten Partialblütenstände nur weibliche Blüten führen. Es ist dabei gleichgültig, ob die Hauptachse zahlreiche Seitenäste oder nur einen einzigen, dann natürlich weiblichen Seitenast aufweist. Diese durchgängig auftretende Anordnung hat auch biologisch hohe Bedeutung. Da die Entwicklung einer solchen zusammengesetzten Traube sehr langsam vor sich geht, sind die oberen männlichen Äste noch völlig unentwickelt, wenn die an den unteren Ästen befindlichen weiblichen Blüten sich in der Anthese befinden. Es ist also ausgeschlossen, daß diese von Pollen derselben Inflorescenz bestäubt werden können. Sind die männlichen Blüten zur Anthese gelangt und stäuben sie, sind die weiblichen längst abgeblüht und haben bereits das Fruchtstadium erreicht.

Sehen wir uns nun die Verhältnisse im einzelnen an. Auch hierbei wollen wir die Arten, bei denen die Laubblätter in mehr oder weniger gut ausgeprägte Hochblätter übergehen, die Inflorescenz also nicht scharf gesondert ist, zuerst besprechen. Es geschieht dies deshalb, weil sie vorzüglich imstande sind, den Nachweis der traubigen Natur der daran anzuschließenden deutlich gesonderten und hochblattlosen Blütenstände zu erbringen.

Begonia hirsuticaulis Irmscher, eine neuerdings aus Kaiser-Wilhelms-

land gesandte prächtige Art, hat Inflorescenzen, deren Seitenäste an Zahl (von 2 bis 5) schwanken. Die reichblütigste Form (Fig. 5*a*) zeigt aufs deutlichste, wie die Hochblätter (*h*) nach oben zu an Größe abnehmen und schließlich bis auf ihre Nebenblätter ganz verschwinden. Das unterste Hochblatt führt in seiner Achsel ein einfachstes Dichasium mit zwei lateralen Kapseln. Die Endblüte dieses fruchttragenden Dichasiums war bei dieser wie bei den anderen Arten in keinem Falle mehr vorhanden. Nur ein im späteren Knospenstadium vorliegendes weibliches Dichasium zeigte eine ganz junge, vertrocknete weibliche Endblüte. Daraus geht ohne weiteres hervor, daß die Endblüte nicht mehr zur Ausbildung gelangt, sondern frühzeitig verkümmert, vertrocknet und abfällt, wie es von einigen cymösen Begonienblütenständen längst bekannt ist. Alle weiter nach oben folgenden Partialinflorescenzen führen nur männliche Blüten in dichasialer Anordnung; ebenso ist die Hauptachse durch ein regelmäßiges Dichasium begrenzt. Außer dieser Art der Geschlechtsverteilung auf der Dichasialtraube finden sich bei dieser Art noch zwei andere Modifikationen. Einmal kann, wie Fig. 5*b* zeigt, der die weiblichen Blüten führende Ast an der Basis axillär stehen, wobei nur noch ein männlicher Seitenast folgt, oder es ist außer diesem basalen weiblichen Ast noch ein zweiter nach oben folgender vorhanden, auf den 1—3 männliche Seitenäste folgen (Fig. 5c). Diese letzten beiden Inflorescenztypen wiesen keine Spur der Hochblattlamina mehr auf; es waren nur die Nebenblätter vorhanden. Es geht also zweifellos hier mit einer Verkürzung der Traube, d. h. Reduktion der Traubenäste (und zwar der männlichen) eine Reduktion der Tragblätter parallel. Wie die weitere Wirkung dieser Reduktionstendenz zu rein weiblichen Blütenständen führen kann, wird weiter unten aus einem Beispiel hervorgehen.

Daß auch solche Dichasialtrauben mit in allen Stadien deutlichen Hochblättern vorkommen, illustriert *Begonia filibracteosa* Irmscher. Bei dieser Art konnten auch außer zweigeschlechtlichen noch rein männliche Blütenstände festgestellt werden. Die ersteren (Fig. 6*a*) führen an ihrer Basis eine einzige Kapsel, während alle anderen 9—10 als vielblütige Dichasien ausgebildeten Seitentriebe nur männliche Blüten zeigen. Der unterste derselben steht in der Achsel eines 4 cm langen und 2—3 mm breiten Hochblattes von linealischer Form. An den oberen Verzweigungen verschwindet nun dasselbe keineswegs, wie wir es bei anderen Arten oft angetroffen haben, sondern es ist noch bis fast zu den letzten Ästen als ca. 5 mm langes, behaartes, borstenförmiges Gebilde vorhanden. Die rein männlichen Blütenstände (Fig. 6*b*) haben nur 5—6 Lateralwickel und gleichen in ihrer Ausbildung dem oberen Teile der vorher geschilderten Inflorescenz. Auch bei ihnen konnte ein Rest des Tragblattes nachgewiesen werden. Auffallend ist in den zweigeschlechtlichen Blütenständen das numerische Zurücktreten der weiblichen Blüten, welches durch das Vorkommen rein männlicher Inflorescenzen noch erhöht wird. Figur 6*a* stellt eine ziemlich alte

Inflorescenz dar, wo die meisten männlichen Blüten verblüht und abgefallen sind. Dadurch erhalten die einstigen Dichasien oft das scheinbare Aussehen von Wickeln.

Ein ähnlicher Fall, wo die Tragblätter zu ihren Nebenblättern völlig gleichenden Blättchen (Fig. 7) reduziert sind, jedoch jedes Übergangsstadium zwischen diesen und den Laubblättern völlig fehlt, kommt bei *Begonia Gilgiana* Irmscher vor. Im übrigen zeigt die Inflorescenz ebenfalls am untersten Seitenast oder axillär basal ein zwei Kapseln führendes weibliches Dichasium.

Auch bei *Begonia wariana* Irmscher finden sich noch deutlich ausgeprägte Tragblätter. Da jedoch hier außer zusammengesetzten auch einfache Trauben vorkommen, soll sie weiter unten besprochen werden.

Allen diesen infolge der noch mehr oder weniger gut entwickelten Hochblätter deutlich als primär traubig verzweigten Inflorescenzen steht eine große Anzahl anderer gegenüber, wo nur noch die Stipeln der abortierten Tragblätter vorhanden sind und infolge der daraus resultierenden Trennung vom vegetativen Teil die monopodiale Natur des Blütenstandes nicht ohne weiteres erkannt werden konnte. Erst als durch diese vergleichenden morphologischen Studien die Nebenblattnatur der am Grunde der Verzweigungen transversal stehenden Blättchen gesichert war, konnte mit voller Klarheit eine Deutung der folgenden Inflorescenzen vorgenommen werden.

Von den hierher gehörigen Blütenständen ist die zusammengesetzte Traube von *Begonia naumoniensis* Irmscher, die an ihren Verzweigungen also nur die beiden transversal gestellten Nebenblättchen oder deren Narben zeigt, aus verschiedenen Gründen besonders interessant. Einmal haben wir hier als Partialinflorescenzen keine einfachen Wickel oder Dichasien, sondern an Stelle eines jeden der oberen 3—5 Lateralblütenstände finden sich 3—4 dicht nebeneinander, auf gleicher Höhe, entspringende vielblütige Dichasien, die alle in bezug auf Verzweigung und auf Blütenzahl relativ gleichwertig sind. Eine zweite Merkwürdigkeit zeigt die unterste seitliche Verzweigung insofern, als hier die ebenfalls kollateral entspringenden Äste qualitative Differenzen äußern, indem ein Ast nur männliche Blüten, die anderen Kapseln führen. Außer dieser gemischtgeschlechtlichen Auszweigung können an der Inflorescenzbasis axillär noch drei rein weibliche kollaterale Aste auftreten. Diese weiblichen Äste sind immer einfache Dichasien mit zwei Kapseln, also in bezug auf die Blütenzahl gleichwertig. Es ist dies der bisher einzig bekannte Fall einer Begonieninflorescenz, wo ein Übergang von den oberen männlichen Auszweigungen der primären Traube in die unteren rein weiblichen durch eine solche mit Ästen beider Geschlechter festgestellt werden konnte. Welche morphologische Bedeutung kommt nun jenen an je einer Auszweigung nebeneinanderstehenden Ästen zu? Da, wie schon bemerkt, bei keiner anderen Begonie ähnliches beobachtet wurde,



Fig. 2. *5 a—c Begonia hirsuticaulis* Irmscher, *6 a, b B. filibracteosa* Irmscher, *7 B. Gilgiana* Irmscher, *8 a—d B. naumoniensis* Irmscher. — E. IRMSCHER delin.

andererseits auch *B. naumoniensis* nur in der Zahl dieser Äste geringe Schwankungen aufwies, konnte hier die vergleichende Methode wenig nützen. Da die 3—4 rein männlichen Äste relativ gleichwertig erschienen, die weiblichen Äste durchweg nur zwei Kapseln führten, scheiterte auch der Versuch einer Zusammenfassung einer dieser Sproßgruppen zu einer, etwa cymösen Partialinflorescenz. Es blieb vielmehr nur ein Weg übrig, nämlich die Deutung dieser Äste als Beisprosse. Auch die geschilderten Verhältnisse an der untersten lateralen Auszweigung, wo ein männlicher Ast mit mehreren weiblichen auftritt, bereiteten dieser Ansicht keine Schwierigkeiten. Erwähnt doch schon Eichler[1]) einige andere Fälle, wo — allerdings ausschließlich — die Beisprosse verschiedenen Geschlechtes sind. Er nennt l. c. als Beispiele die Loranthaceen-Gattung *Phoradendron*, *Gnetum*-Arten und die Gattung *Atriplex*. An dieser Stelle nun weiter auf die morphologischen Befunde einzugehen, liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit. Uns interessiert hier nur die wichtige Tatsache, daß zwischen den männlichen Beisproßbüscheln oder Geschwistersprossen — wie wir jetzt sagen können — und den rein weiblichen basalen ein Büschel sexuell verschiedener Geschwistersprosse vermittelt.

Außer diesem bisher geschilderten und in Fig. 8*a* abgebildeten Inflorescenzstadium kommen bei *Begonia naumoniensis* noch solche vor, die dem eben besprochenen völlig gleich sind und nur der basalen, axillären, rein weiblichen Geschwistersprosse entbehren (Fig. 8*b*). Ferner fanden sich noch Blütenstände, die nur weibliche Blüten an der Beisproßschar der untersten lateralen Auszweigung führten (Fig. 8*c*), wo also das gemischtgeschlechtliche und das basal-axilläre Beisproßbüschel fehlten. Dafür hat ein vegetativer Achseltrieb diese endständige Inflorescenz übergipfelt. Schließlich konnten noch rein männliche dem oberen männlichen Teile der geschilderten beide Geschlechter führenden Inflorescenzen völlig entsprechende Blütenstände konstatiert werden (Fig. 8*d*).

Schon bei mancher anderen Art hatten wir Gelegenheit, neben zweigeschlechtlichen auch rein männliche Blütenstände zu konstatieren, aber keine lieferte uns so klare Übergangsstadien wie *B. naumoniensis*. Wir sehen aufs deutlichste, wie aus uns unbekannten Ursachen die Tendenz sich geltend macht, aus der zweigeschlechtlichen Inflorescenz eingeschlechtliche, in diesem Falle männliche herzustellen. Während in der reichblütigsten, also einen phylogenetisch älteren Typ vertretenden Inflorescenz noch an einem Knoten männliche und weibliche Äste vorkommen, die blütenbildenden Stoffe also noch auf derselben Höhe nebeneinander in Wirkung treten, ist im folgenden Stadium (Fig. 8*c*) dieser Sproßbüschel schon rein weiblich, bis schließlich auch er wegfällt und die Inflorescenz nur noch aus den männlichen Ästen besteht.

---

1) Jahrb. Königl. Bot. Gart. Berlin I. (1881) 187.

Den gleichen Verteilungsmodus der Geschlechter wie *B. naumoniensis* zeigen nun eine ganze Anzahl ebenfalls papuasischer Begonien-Arten, jedoch ist jede Lateralverzweigung der zusammengesetzten Trauben immer entweder ein Wickel oder ein Dichasium, nie wieder eine Beisproßschar. Oft zeigt sich auch hier die Inflorescenz in verschiedenen Modifikationen, und ein hübsches Seitenstück zu *B. naumoniensis* ist *Begonia glabricaulis* Irmscher, wo die Reduktion des zweigeschlechtlichen Blütenstandes nicht wie bei *B. naumoniensis* schließlich zu rein männlichen, sondern durch Reduktion der männlichen Äste zu rein weiblichen Inflorescenzen geführt hat. Das am reichsten verzweigte Inflorescenzstadium dieser Art hat, wie aus Fig. 9*a* hervorgeht, fünf rein männliche echt laterale Dichasien und basal ein einfaches zwei Kapseln führendes Dichasium. Durch Verlust mehrerer männlicher Dichasien entsteht die in Fig. 9*b* abgebildete Modifikation mit nur einem männlichen Seitensproß und einem relativ großen endständigen Dichasium. Schließlich kann das männliche Geschlecht völlig fehlen; es ist dann ein weiblicher dichasialer Achselsproß und ein ebenfalls weiblicher kurzer Endtrieb vorhanden, über dessen Natur, ob cymös oder racemös, das vorliegende Herbarmaterial keine Auskunft gibt.

Die größte Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Blütenstände zeigt jedoch *Begonia isoptera* Dry. von Java. Nicht nur, daß wir hier außer zweigeschlechtlichen sowohl rein männliche als auch rein weibliche Inflorescenzen finden, auch die morphologische Natur derselben ist verschieden. Es sind nämlich die rein weiblichen Inflorescenzen als einfache axilläre Dichasien vorhanden, während die übrigen, männliche wie zweigeschlechtliche, als zusammengesetzte Trauben vorkommen. Berücksichtigen wir bei letzteren noch die Geschlechtsverteilung, so ergeben sich folgende Fälle:

A) Endständige Dichasialtrauben.
  a) Obere Äste ♂, untere ♀.
    α) Zwei Äste ♀. Fig. 10*a*.
    β) Vom basalen axillären Dichasium nur ein primärer Dichasialast ♀, der andere ♂. Fig. 10*b*.
  b) Alle Äste, auch der basale ♂. Fig. 10*c*.
B) Axilläre Dichasien, rein ♀. Fig. 10*d*.

Auch hier zeigt sich deutlich die Tendenz, durch Abort des einen Geschlechts die Inflorescenz auf das andere zu beschränken. Bei dem in Fig. 10*b* abgebildeten Stadium hat sich das weibliche Geschlecht nur noch in dem einen primären Lateralsproß des basalen Dichasiums behaupten können, während bei dem in Fig. 10*c* wiedergegebenen Fall auch dies basale Dichasium völlig männlich geworden ist. Die rein weibliche, axilläre Inflorescenz (Fig. 10*d*) kommt dadurch zustande, daß der Hauptsproß nicht mit einem Blütenstand endigt, sondern sich vegetativ fortsetzt.

Eine größere Anzahl Arten führt ebenfalls an der traubigen Hauptachse des Blütenstandes oben 3—5 männliche Dichasien, die meist zuletzt

in Wickel ausgehen und an den unteren Seitenzweigen weibliche Blüten führen. Hierher gehören z. B. *B. Lauterbachii* Warb. und *B. Augustae* Irmscher, bei denen sowohl die basale und unterste laterale, als auch nur die basale Auszweigung weiblich sein kann. *B. insularum* Irmscher führt nur ein einfaches, zweikapseliges, basales Dichasium.

Hier können eine Anzahl Arten angeschlossen werden, deren Blütenstand als eine höchst reduzierte Form der oben geschilderten Inflorescenzen gelten muß. Es sind nämlich bei diesen Arten (z. B. *Begonia Malmquistiana* Irmscher, *B. Kerstingii* Irmscher, *Symbegonia Mooreana* Irmscher) die Hauptachsen als einfache Wickel ausgebildet, an deren Basis sich axillär die weiblichen Blüten in Wickeln oder einfachsten Dichasien vorfinden. Der traubige Charakter eines solchen Blütenstandes verrät sich also nur durch die axillären weiblichen Blüten, die jedoch tatsächlich noch einen echten Seitensproß der Inflorescenz darstellen. Die übrigen von uns oben bei anderen Arten oft angetroffenen Seitensprosse sind hier nicht mehr ausgebildet, der Hauptsproß dadurch verkürzt und nur seine Endcyme in Gestalt eines Wickels vorhanden. Es ist ja oben öfters betont worden, daß die Trauben mit Dichasien endigen und daß diese Dichasien in ihren Auszweigungen in Wickel ausgehen. Es ist deshalb nichts Absonderliches, wenn diese reduzierten Inflorescenzen in terminale Wickel auslaufen. In Fig. 11 ist die Inflorescenz von *Symbegonia Mooreana* Irmscher abgebildet. Der axilläre weibliche Wickel bringt auch nur die Endblüte zur Entwicklung, die in der Achsel des Vorblattes stehende weibliche Knospe kommt nie zur Ausbildung. *Begonia Malmquistiana* bringt außer ganz ähnlichen, in Fig. 12*a* abgebildeten Inflorescenzen noch eingeschlechtliche, männliche und weibliche hervor, die beide endständig wickelig sind (Fig. 12*b* und 12*c*).

Besondere Erwähnung verdient schließlich noch *Begonia wariana* Irmscher, da sie die einzige Begonie ist, bei der außer zusammengesetzten, zweigeschlechtlichen Trauben einfache, rein weibliche Trauben vorkommen. Die zweigeschlechtlichen sind nach dem uns bekannten Modus gebaut, d. h. die unterste Auszweigung ist in der Achsel eines deutlichen Deckblattes eine Kapsel, die oberen Partialinflorescenzen sind rein männlich. Die für die Begoniaceen höchst auffallende echte Traube (Fig. 13) führt in Zwischenräumen von 2—3 cm, gestützt von verschieden großen Deckblättern, vier einzelne Kapseln, an deren Stiel keine weitere Verzweigung festzustellen war, sie also nicht etwa Wickeln oder Dichasien angehören können. Daß noch keine scharfe Fixierung dieses Sprosses als Inflorescenz eingetreten ist, geht aus der verschiedenen Größe der Brakteen hervor; das oberste Blatt dieses Sprosses ist von besonderer Größe, leider ist die Natur des Endtriebes nicht festzustellen, da an der Basis dieses Blattes sich nur eine Abfallnarbe befindet. Jedenfalls läßt sich deutlich erkennen, daß hier ein Sproß, der axilläre Blütenstände getragen hat, auf dem Wege der Umbildung zu einer Inflorescenz begriffen ist und noch nicht seine endgültige

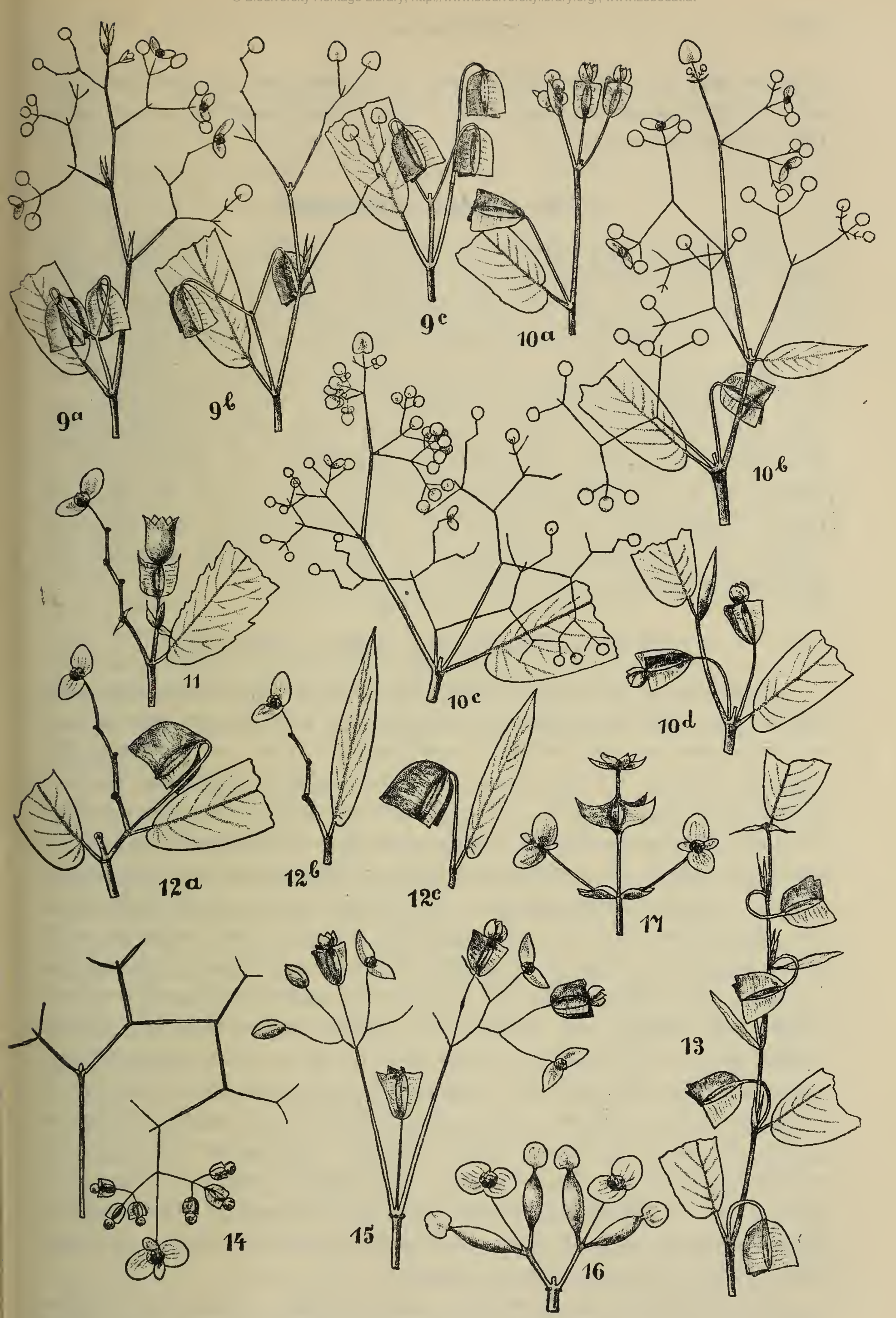


Fig. 3. *9 a—c Begonia glabricaulis* Irmscher, *10 a—d B. ispotera* Dry., *11 Symbegonia Mooreana* Irmscher, *12 a—c B. Malmquistiana* Irmscher, *13 B. wariana* Irmscher, *14 B. parviflora* P. et E., *15 B. pilifera* Kl., *16 B. oxyloba* Welw., *17 B. columnaris* Benth. — E. Irmscher delin.

Form erlangt hat. Damit wollen wir die Blütenstände mit primärer racemöser Verzweigung verlassen und uns der Schilderung der echt cymösen Inflorescenzen zuwenden.

2. Die cymösen Blütenstände.

Die cymösen Inflorescenzen, die von den bisherigen Beobachtern allein näher studiert worden sind, finden sich bei der Mehrzahl der Begonienarten. Wir trennen sie unserem Zweck entsprechend am besten in zwei Gruppen. Die eine mag die cymösen Inflorescenzen, die sowohl männliche als auch weibliche Blüten führen, die andere diejenigen mit Blüten nur eines Geschlechtes umfassen. In beiden Gruppen wollen wir die Betrachtung der Dichasien (bzw. der in den ersten Verzweigungen dichasialen Inflorescenzen) voranstellen, um dann die Schilderung der Wickel folgen zu lassen. Bei der zweiten Gruppe sollen dann noch die Arten, bei denen die beiden Geschlechter auf verschiedenen Blütenstandstypen wie Dichasien, Wickel oder Einzelblüten vorkommen, als diejenigen mit am weitesten vorgeschrittener Differenzierung ihren Anschluß finden.

A. Die zweigeschlechtlichen cymösen Blütenstände.

Beginnen wir also mit Dichasien, die beide Geschlechter an ihren Ästen führen, und zwar die männlichen terminal an den relativen Hauptachsen, die weiblichen an den letzten Verzweigungen. Diese weitverbreitete Modifikation kommt bei allen Arten der amerikanischen Sektionen *Ewaldia*, *Trendelenburgia*, *Steinera*, *Pritzelia* vor, bei vielen Arten der Sektionen *Gaerdtia*, *Magnusia* und der asiatischen Sektionen *Reichenheimia* und *Platycentrum*. Auch die monotypische Gattung *Hillebrandia* zeigt nach diesem Schema gebaute Inflorescenzen. Als erstes Beispiel sei die Inflorescenz von *Begonia parviflora* P. et E. abgebildet (Fig. 14). Hier treten die weiblichen Blüten erst in der 7. Sproßgeneration auf, die folgende 8. Generation ist dann rein weiblich. Bei der ganz ähnlich gebauten *Begonia muricata* finden sich übrigens die größten mir bekannt gewordenen Begoniaceenblütenstände. Der Pedunculus mißt hier ca. 30 cm, die übrigen Sprosse zusammen 24 cm, so daß die gesamte Inflorescenz über $1/2$ m lang ist. Die Breite beträgt 30—35 cm. Als zweites Beispiel sei *B. oxyloba* Welw. genannt. Bei dieser in einem riesigen Materiale vorliegenden Art zeigte sich ausschließlich die in Fig. 16 etwas schematisierte Inflorescenzform. Die zwei Äste der Sekundärgeneration sind noch männlich, ihre Vorblätter führen dagegen schon je eine weibliche Blüte, deren Vorblätter in keinem Falle weitere Verzweigungen aufwiesen.

Der dichasiale Inflorescenztyp, der männliche und weibliche Blüten führt, ist derjenige, den Eichler und Benecke in ihren eingangs erwähnten Arbeiten allein gekannt und untersucht haben. Bezüglich der Verteilung

der Geschlechter kennen die genannten Autoren übereinstimmend nur den oben erwähnten Modus, wo die relativen Hauptachsen von männlichen Blüten begrenzt werden. Benecke schreibt l. c. p. 294: »Eine alte bekannte Tatsache ist es, daß die weiblichen Blüten stets seitlich stehen, während die männlichen die relativen Hauptachsen abschließen. Nie fand ich von letzterem eine Ausnahme.« Auch Göbel kennt nur diesen Fall, wo die letzte Blüte eine weibliche ist. »Wenn in den Achseln der Vorblätter derselben weitere Blüten auftreten, sind sie weiblich. Wir können also selbst dann sagen, daß die Inflorescenzen bzw. Inflorescenzäste erst männlich, dann weiblich sind«, schreibt er l. c. p. 711.

Demgegenüber fand ich nun jedoch auch zweigeschlechtliche Dichasien, bei denen die Endblüte der ersten und zweiten Generation weiblich ist und die letzten Sprosse männliche Blüten aufweisen. So z. B. bei der in Fig. 15 abgebildeten *Begonia pilifera* Kl., wo die ersten und zweiten relativen Hauptachsen mit weiblichen Blüten endigen, die folgenden alle männlich sind; doch kann auch noch einmal in der 5. Sproßgeneration eine männliche und eine weibliche Blüte an demselben Muttersproß auftreten. *Begonia columnaris* Benth. var. (Fig. 17) und die ganz nahe verwandte *Begonia urticae* L. f. besitzen einfachste, also 3-blütige Dichasien, deren Endblüte ebenfalls weiblich ist und in ihren Vorblättern zwei männliche Blüten trägt. Diese Beispiele mögen für diese seltene, aber um so bemerkenswertere Modifikation des zweigeschlechtlichen Dichasium genügen.

Diese zweigeschlechtlichen Dichasien zerfallen also in zwei Gruppen, die infolge ihrer umgekehrten Anordnung der Geschlechter auch blütenbiologisch verschieden sind. Die zuerst geschilderten Inflorescenzen mit terminalen männlichen Blüten durchlaufen in ihrer ontogenetischen Entwicklung zuerst ein rein männliches Stadium, auf das dann das bei vielen Arten zeitlich oft bedeutend später eintretende weibliche Stadium folgt. Der zuletzt besprochene, seltenere Typ des zweigeschlechtlichen Dichasiums bringt zuerst die weiblichen Blüten zur Anthese, und wenn endlich die männlichen blühreif werden, sind die weiblichen schon in das Kapselstadium getreten. Wir haben hier also zwei Wege, auf denen die Natur dasselbe erreicht, nämlich die Selbstbestäubung vermeidet. Eine Kausalerklärung für diese beiden Ausgestaltungen des zweigeschlechtlichen Dichasiums zu geben, ist mit Sicherheit noch nicht möglich. Wenn Göbel für den ihm bekannten Fall, wo die »Inflorescenzäste erst männlich, dann weiblich sind«, die Erklärung zur Verfügung hat, daß die weiblichen die zuletzt zur Entwicklung kommenden Blüten seien, weil sie am besten ernährt werden müßten, zeigt die bei *B. pilifera*, *B. columnaris* usw. vorkommende umgekehrte Stellung der Blüten, daß diese Auffassung für die Cymen der Begonien nicht allgemein zutreffend ist.

Bei der nun folgenden Betrachtung der zweigeschlechtlichen Monochasien

soll die Gelegenheit ergriffen werden darauf hinzuweisen, daß ich diese bei den Begonien stets als Wickel ausgebildet, nie als Schraubel oder mit Schraubeltendenz, wie Benecke l. c. behauptet, angetroffen habe. Sehen wir uns die axillären Blütenstände von *Begonia Wallichiana* Hook., denen die der übrigen Arten der Sektion *Doratometra* im Aufbau gleichen, an (Fig. 18 *a*—*b*), so konstatieren wir ein Monochasium, aus durchgehend drei männlichen und einer zuletzt stehenden weiblichen Sproßgeneration bestehend. Eine Betrachtung des davon entworfenen Grundrisses (Fig. 18 *b*) erübrigt jedes weitere Wort über die Deutung dieser Inflorescenz: ihre Wickelnatur liegt deutlich zutage. Das gleiche finden wir bei einer Analyse des Blütenstandes der afrikanischen *B. prismatocarpa* Hook. f. aus der Sektion *Loasibegonia*. Die konstant dreiblütigen Monochasien (Fig. 19 *a* u. *b*) haben eine männliche Endblüte, die in einem Vorblatt wiederum eine solche führt. Die letztere weist nun in der Achsel eines transversal gestellten Vorblattes eine weibliche Blüte auf. Auch hier kann über die wickelige Natur kein Zweifel bestehen, wie auch aus dem Grundriß (Fig. 19 *b*) hervorgeht.

Überblicken wir noch einmal die zweigeschlechtlichen Monochasien (Wickel), so sehen wir, daß hier immer das weibliche Geschlecht den Abschluß derselben bildet. Damit sind die verschiedenen Typen derselben erschöpft und wir wenden uns nun zuerst den cymösen Blütenständen zu, die eingeschlechtlich sind, jedoch in beiden Geschlechtern entweder als Dichasium oder als Wickel ausgebildet sind: also innerhalb der Species nur einen morphologischen Inflorescenztyp zeigen.

B. Die eingeschlechtlichen, cymösen, in beiden Geschlechtern entweder als Wickel oder als Dichasien ausgebildeten Blütenstände.

Stellen wir auch hier wieder die Dichasien voran und greifen zuerst die heraus, deren männliche und weibliche Inflorescenzen ungefähr die gleiche Anzahl von Blüten aufweisen. Hierher gehören z. B. *Begonia Meyeri Johannis* Engl. aus der afrikanischen Sektion *Mezierea*, ferner *Begonia sessilanthera* Wbg., *polygonoides* Hook. f. und *Eminei* Wbg. Die Inflorescenzen der letzteren Art sind in Fig. 20 *a* u. *b* abgebildet. Von amerikanischen Arten wäre hier *Begonia palmaris* DC. zu erwähnen, die noch dadurch merkwürdig ist, daß in den Inflorescenzen beider Geschlechter die erste Terminalblüte infolge ihres langen Stieles alle übrigen Verzweigungen überragt.

Hieran reihen sich eine Anzahl von Arten, deren weibliche Inflorescenzen eine geringere Anzahl von Blüten führen als die männlichen. Bei *Begonia fuchsioides* Hook. sind erstere noch 3—5-blütig, während *Begonia grandipetala* Irmscher nur noch ein einfaches Dichasium mit zwei Kapseln produziert.

Ebenfalls einfachste weibliche Dichasien fand ich bei *Begonia microphylla* A. DC. (Fig. 21 *a*), jedoch laufen hier schon von der zweiten Sproß-

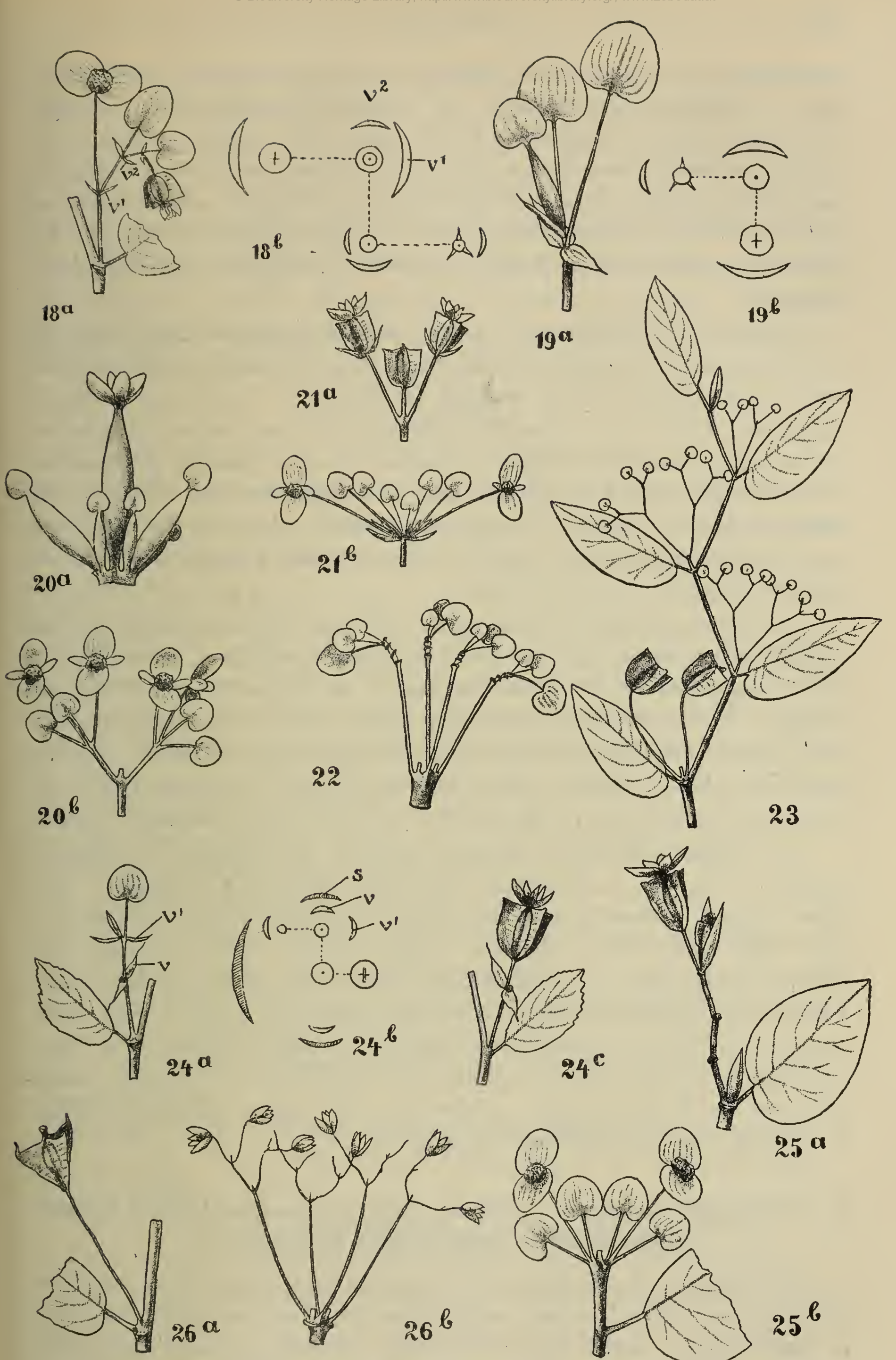


Fig. 4. *18 a—b Begonia Wallichiana* Hook., *19 a—b B. prismatocarpa* Hook. f., *20 a—b B. Eminei* Wbg., *21 B. microphylla* A. DC., *22 B. longirostris* Benth., *23 B. papuana* Wbg., *24 a—c B. monantha* Wbg., *25 a—b B. celebica* Irmscher, *26 a—b B. umbellata* Kunth. — E. Irmscher delin.

generation aus die männlichen Dichasien symmetrisch nach außen in sehr gestauchte Wickel aus (Fig. 21 *b*). Die mir nur in männlichen Blütenständen vorliegende *Begonia longirostris* Benth. zeigt diese ähnlich gebaut, doch sind die Sekundansprosse sehr verkürzt, die dritten noch dichasialen Sproßgenerationen dagegen sehr verlängert, und die folgenden als ausnehmend gestauchte Wickel ausgebildet (Fig. 22). Eine ganz ähnliche Ausbildung der männlichen Inflorescenzen konnte ich bei *B. imperfecta* Irmscher konstatieren.

Besondere Hervorhebung verdient *Begonia papuana* Wbg., weil bei ihr die oberen 2—3 axillären mehrblütigen reinen Dichasien männlich sind, das unterste einfache jedoch weiblich ist (Fig. 23). Es ist hier innerhalb der ganzen Pflanze eine ähnliche Verteilung der Geschlechter eingetreten wie in den von uns oben studierten Trauben von *B. Augustae*, *glabricaulis*, *naumoniensis* usw., wo auch die oberen Partialinflorescenzen männlich, die untersten weiblich waren. *B. papuana* bestätigt also aufs beste die von uns oben schon geäußerte Ansicht, daß wir in den geschilderten Trauben reduzierte Sprosse zu sehen haben.

Auch hier ist darauf hinzuweisen, daß bei *B. papuana* ebenso wie bei *B. Augustae*, *naumoniensis*, *glabricaulis*, *hirsuticaulis* usw., die weiblichen Blüten als die zu unterst stehenden zuerst zur Entwicklung und Anthese gelangen und zur Zeit der Anthese der darüber an der Hauptachse befindlichen männlichen Blüten schon im Fruchtstadium sich befinden. Warum jedoch die die weiblichen Blüten bildenden Stoffe in tieferer Region in Wirksamkeit treten als die männlichen, soll hier nicht diskutiert werden.

Die eingeschlechtlichen, sämtlich axillären Monochasien — natürlich ebenfalls Wickel — sind seltener anzutreffen als solche Dichasien. Hier wäre *Begonia monantha* Wbg. zu nennen, die ihren Namen sehr zu Unrecht trägt; denn eine eingehende Analyse lehrte, daß die männlichen Blüten in dreiblütigen, axillären Wickeln stehen (Fig. 24 *a* u. *b*), deren erste Vorblätter *v* mit den Sepalen *s* natürlich gleichsinnig gerichtet sind, während die weiblichen Inflorescenzen einfachste Wickel darstellen (Fig. 24 *c*), insofern als nur eine Sekundärgeneration vorhanden ist, die nicht einmal mehr zur Ausbildung gelangt, sondern als ganz junges Knöspchen abfällt. In der Figur ist die Abfallnarbe gezeichnet.

C. Die eingeschlechtlichen, cymösen, in jedem Geschlecht einem anderen Inflorescenztyp angehörenden Blütenstände.

Einen typischen Vertreter dieser interessanten Modifikation repräsentiert *Begonia celebica* Irmscher. Hier stehen die männlichen Blüten (Fig. 25 *b*) in regelmäßigen, mehrblütigen Dichasien, während die weiblichen Blüten wenigblütige Wickel bilden (Fig. 25 *a*). Beide Arten von Inflorescenzen sind terminal. Da die zweite Zweiggeneration des männlichen Dichasium kaum

ausgebildet ist, die dritte also fast sitzend erscheint, kommt der von Čelakovsky »doldenförmiges Dibrachium« genannte Blütenstand zustande.

Schließlich müssen hier noch einige Arten erwähnt werden, wo sich mehrblütige, männliche Dichasien mit einzelnstehenden weiblichen Blüten kombiniert finden. *Begonia umbellata* Kunth hat männliche reichblütige Dichasien, die auch als doldenförmige Dibrachien ausgebildet sind (Fig. 26*b*), während die weiblichen Blüten einzeln in den Blattachseln stehen (Fig. 26*a*). Auch wären hier *Begonia attenuata* und *rhizocarpa* anzufügen, die langgestielte, männliche Dichasien und einzelne, fast auf dem Rhizom sitzende weibliche Blüten führen. Sie sind von Göbel l. c. näher geschildert worden.

III. Ergebnisse.

1. Die wichtigste Aufgabe, die wir uns gestellt hatten, war, einen Überblick über die verschiedenen Arten der Geschlechtsverteilung in den Blütenständen der bisher bekannten Begoniaceenspecies zu erlangen. Da nun die Art der Geschlechtsverteilung aufs engste mit dem morphologischen Aufbau der Inflorescenz verknüpft ist, war es nötig, auch letzterem etwas eingehender unsere Aufmerksamkeit zu schenken. Denn aus der jeweiligen Kombination von morphologischem Aufbau und Geschlechtsverteilung resultiert die Gesamtphysiognomie und biologische Bedeutung einer Inflorescenz mit eingeschlechtigen Blüten. Darum seien zuvörderst die von uns konstatierten Kombinationen zwischen beiden Faktoren tabellarisch zusammengestellt, wobei die Angaben immer auf den als Art zusammengefaßten Formenkreis zu beziehen sind.

I. Zusammengesetzte, sehr selten einfache racemöse Blütenstände.
  1. Sämtliche Blütenstände zweigeschlechtlich.
    A. Jede Partialinflorescenz zweigeschlechtlich.
    B. Alle oder die meisten Partialinflorescenzen eingeschlechtlich und zwar obere männlich, untere weiblich.
      a. Obere und untere Partialinflorescenzen eingeschlechtlich, eine verbindende noch zweigeschlechtlich.
      b. Obere Partialinflorescenzen rein männlich, untere rein weiblich.
  2. Außer zweigeschlechtlichen auch eingeschlechtliche Blütenstände.
    A. Außer zweigeschlechtlichen männliche oder weibliche Blütenstände.
      a. Außer zweigeschlechtlichen rein weibliche Blütenstände.
      b. Außer zweigeschlechtlichen rein männliche Blütenstände.
    B. Außer zweigeschlechtlichen noch weibliche und männliche Blütenstände.
II. Cymöse Blütenstände.
  1. Alle Inflorescenzen zweigeschlechtlich.
    A. Dichasien.

a. Die ersten relativen Hauptachsen mit männlichen Terminalblüten.
b. Die ersten relativen Hauptachsen mit weiblichen Terminalblüten.
B. Wickel; die ersten relativen Hauptachsen immer mit männlichen Blüten.
2. Alle Inflorescenzen eingeschlechtlich.
A. Männliche und weibliche Inflorescenzen von demselben morphologischen Aufbau, entweder beide Dichasien oder beide Wickel.
a. Dichasien.
α. Die Dichasien beider Geschlechter ungefähr gleich vielblütig.
β. Die Dichasien des weiblichen Geschlechts weniger Blüten führend als die männlichen.
b. Wickel.
B. Die Inflorescenzen des einen Geschlechts anders gebaut als die des anderen.
a. Männliche Blütenstände dichasial, weibliche wickelig.
b. Männliche Blütenstände dichasial, weibliche auf eine Blüte reduziert.

Wenn wir dagegen nur die Geschlechtsverteilung innerhalb der Inflorescenzen einer Art ohne Rücksicht auf den morphologischen Aufbau derselben ins Auge fassen, ergeben sich folgende Fälle:

A. Alle Inflorescenzen zweigeschlechtlich.
a. Jeder Inflorescenzast (bei den Cymen wenigstens die ersten Dichasialäste) zweigeschlechtlich.
b. Die meisten Inflorescenzäste männlich oder weiblich.
α. Die oberen männlichen und unteren weiblichen Äste durch einen zweigeschlechtlichen verbunden.
β. Obere männliche und untere weibliche scharf geschieden.
B. Außer zweigeschlechtlichen auch männliche und weibliche Inflorescenzen.
a. Zweigeschlechtliche und männliche oder weibliche Inflorescenzen.
α. Zweigeschlechtliche und männliche Inflorescenzen.
β. Zweigeschlechtliche und weibliche Inflorescenzen.
b. Zweigeschlechtliche, männliche und weibliche Inflorescenzen.
C. Alle Inflorescenzen eingeschlechtlich.

2. Die Beneckesche Ansicht, daß die Cymen der Begonien in Schraubeln auslaufen bezw. Schraubeltendenz sich geltend macht, muß wieder dahin korrigiert werden, daß ausschließlich bei allen Arten entweder reine Wickel oder in den letzten Auszweigungen der Cymen Wickel oder Wickeltendenzen auftreten.

3. Die Deckblätter einiger racemösen Inflorescenzen sind durch Verwachsung der Stipeln des abortierten echten Tragblattes entstanden. Sie sind daher den echten Deckblättern nicht homolog, also auch nicht als Brakteen zu bezeichnen. Ich schlage dafür den Namen Pseudobrakteen vor.

4. Auf Grund der oben geschilderten Verhältnisse sind wir natürlich nicht imstande, sämtliche Inflorescenzen phylogenetisch in Beziehung zu bringen. Dies wäre nur unter Berücksichtigung der übrigen Teile, vor allem der Blüten möglich. Nicht zuletzt wäre dazu auch eine genaue morphologische Darstellung des Sproßaufbaues nötig; denn es ist durchaus nicht gleichgültig, ob ein Blütenstand axillär oder terminal entwickelt wird. Trotzdem sind wir imstande gewesen, einige allgemeine Schlüsse zu ziehen. Wir sahen einmal, daß die traubigen Blütenstände auch bei den Begonien als reduzierte Sprosse aufzufassen sind, wobei die Tendenz sich geltend gemacht hat, das männliche Geschlecht auf die oberen, das weibliche auf die unteren Partialinflorescenzen zu beschränken. Das Endziel dieser Tendenz ist zweifellos die Schöpfung eingeschlechtlicher Inflorescenzen. An zahlreichen Beispielen sahen wir, wie durch allmähliche Reduktion der männlichen Partialinflorescenzen das weibliche Geschlecht zur allmählichen Herrschaft gelangte, andrerseits wie durch Wegfall der weiblichen eine männliche Inflorescenz zustande kam.

Bei den cymösen Inflorescenzen unterliegt es ebenfalls keinem Zweifel, daß aus den zweigeschlechtlichen Dichasien und Wickeln durch Verlust des einen Geschlechts der Blütenstand eingeschlechtlich geworden ist. Ob dabei die eingeschlechtlichen Wickel aus zweigeschlechtlichen Wickeln oder solchen Dichasien hervorgegangen sind, muß natürlich für jede einzelne Art durch Vergleich mit ihren Verwandten festgestellt werden.

5. Die Art der Geschlechtsverteilung ist auch von hoher blütenbiologischer Bedeutung. Die traubigen Inflorescenzen mit eingeschlechtlichen Ästen sind durch die Lokalisation der weiblichen Blüten auf die unteren Partialblütenstände ausgeprägt protogyn.

Unter den Dichasialinflorescenzen ist Protogynie selten. Hierher gehören die wenigen, aber um so interessanteren Arten, wo die ersten relativen Hauptachsen weibliche Blüten führen. Die Hauptmasse der Dichasien und Wickel ist proterandrisch, oft bei reichblütigen Dichasien so ausgeprägt, daß zur Zeit des männlichen Stadiums die noch kleinen, jugendlichen weiblichen Knospen sich bei oberflächlicher Betrachtung dem Auge völlig entziehen. Bald fallen dann alle männlichen Blüten ab und die weiblichen gelangen jetzt erst zur Anthese. Bei dieser strengen Scheidung von männlichem und weiblichem Stadium an demselben Blütenstand ist gegenseitige Bestäubung der Blüten derselben Inflorescenz völlig ausgeschlossen.

Alles in allem läßt sich sagen, daß auch bei der Begonieninflorescenz Fortschritt (hier nur soviel wie Weiterentwicklung) gleichbedeutend ist mit Specialisierung, deren Ergebnis ein Vermeiden der Selbstbestäubung ist. Zu diesem Ergebnis führt die Tendenz, die Geschlechter räumlich voneinander zu entfernen und der daraus resultierende große zeitliche Unterschied in der Anthese der männlichen und weiblichen Blüten.
